Aus dem Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg
Vorstand: Prof. Dr. K. Gößwald

Vergleichend anatomisch-histologische Untersuchungen an Lepisma saccharina LINNÉ und der myrmecophilen Atelura formicaria HEYDEN.

(Beitrag zur Myrmecophilie).

Auszug
aus der

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der Doktorwürde der
Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Julius Maximilians-Universität zu Würzburg

vorgelegt von

Lothar Pohl

Würzburg 1955

Tag der mündl. Prüfung:
14. Juli 1955

Aus dem Inhalt:

Einleitung, Problemstellung, Methodik. Vergleichende anatomisch-histologische Untersuchungen von Integument, Muskulatur, Fettkörper, Rückengefäß, Haemocyten, Nephrocyten, phagocytären Organen, Darmsystem, Drüsen, Nervensystem, Geschlechtsorganen. Diskussion der Ergebnisse. Zusammenfassung. Literaturverzeichnis. Abbildungen.

Aufgabe der Arbeit sollte es sein, an zwei nahe verwandten Vertretern der Lepismatiden, von denen jeder bei natürlichen Verhältnissen einen für ihn spezifischen Lebensraum bewohnt, anatomische und histologische Untersuchungen vorzunehmen. Die sich dabei ergebenden Unterschiede zwischen beiden Objekten sollten im Hinblick auf ihre verschiedene Lebensweise geprüft und gedeutet werden. L.s. lebt als Vorratsschädling in menschlichen Behausungen, die panmyrmecophile A.f. mit Ameisen, denen sie beim Fütterungsakt die Nahrung entzieht (Myrmecophilie - Myrmecokleptie), vergesellschaftet.

Übersicht über

anatomische und histologische Befunde.

Lepisma sacch.	Atelura form.
Cuticula hart und dick	Cuticula weicher und dünner
silberglänzende Schuppen	pigmentlose Schuppen
Oenocyten f e h l e n	Oenocyten f e h l e n
Mandibel scharf gezahnt	M. ventral proximal abgeflacht
sekundäre Sklerite vorh.	vorhanden
ventrales Nephrocytenband	f e h l t
Exkretzellen im Fettkörper	zahlreicher vorhanden
dors. Diaphragma phagocytär	n i c h t phagocytär
V-Darm bis 4. Abdom. Segm.	bis 1. Abdom. Segment
	Pharynx mit Saugwirkung
6 Pharynxwülste	4 Pharynxwülste
oes. Mesenterium vorh.	f e h l t
K r o p f t a i l l e	f e h l t
K a u m a g e n	f e h l t
Valv. c a r d i a c a	s t ä r k e r ausgeprägt
Invagination des Vorderdarmes in den Mitteldarm	f e h l t
12 MD-Divertikel	f e h l e n
Mittel-u. Enddarmschlinge	f e h l t
holo-, apo-und merokrine Sekretionsformen	merokrine Sekretion f e h l t
Zylinderzellen im Mittel-D.	f e h l e n
Regenerationscrypten	s e h r z a h l r e i c h
Gregarinen häufig	sehr selten
Valv. p y l o r i c a	besonders kräftig

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Lepisma sacch.	Atelura form.
m ä c h t i g e Rectal-papillen	f l a c h e Rectalpapillen
a n a l e s Drüsensystem	f e h l t
Kopfnephridien vorhanden	vorhanden
f e h l t	medianes Kugeldrüsenpaar (Mündg. an Maxillen)
Corpora c a r d i a c a	f e h l e n
L o b i o p t i c i	f e h l e n
z.T.freie Neuropilemfelder an der Oberfläche	Ganglienzellrinde breit ohne freie Felder
"T r a u b e n"	vorhanden
unpaares Frontalganglion	f e h l t
paarige Frontalorgane	vorhanden
Antennallobi relativ g e r i n g entwickelt	m ä c h t i g entwickelt
zweiteiliges Antennalzentrum	einheitliches Antennalzentrum
	Zusammenrücken des 3.+4. Ganglions der Bauchkette
Terminalfilum der Eiröhren	vorhanden
streng k a m m förmige Ovariolen	imaginal b ü s c h e l förmige Ovariolen
Rohr über Rec.seminis	f e h l t
paarige accessorische Drüsenschläuche (♀)	kürzer
Legeapparat eng	w e i t
dorsale Gonapophysen v e r w a c h s e n	g e t r e n n t
dicke Chitinholme am Legeapparat	dünne Chitinholme
6 Hodenfollikel	4 Hodenfollikel
Anhangsdrüsen (♂) münden an ihrem a b a n a l e n Beginn	am a n a l e n Ende
f e h l e n	S p e r m a t o p h o r e n

Die Pigmentlosigkeit von A.f.läßt sich mit der Lebensweise als Verlustkonvergenz bei Cavernicolen in Zusammenhang bringen. In der dünneren Körperbedeckung von A.f.darf man eine Einrichtung erblicken, die mit den in Ameisennestern herrschenden abiotischen Faktoren (Temperatur,Feuchtigkeit) in Beziehung steht.Eine ausgeprägte Intersegmentalfältelung dient bei beiden Objekten dem seitlichen Abbiegen und Aufrichten des Körpers.Oenocyten f e h l e n beiden Tieren. A l l e Zellen der Hypodermis können ins Häutungsgeschehen eingreifen.Nicht nur vor,sondern auch i n d e n A b s c h e i d u n g s - i n t e r v a l l e n der Cuticulalamellen wird bei L.s.Exuvialflüssigkeit produziert.

Körper- u.Extremitätenmuskulatur sind bei beiden Tieren mächtig ausgebildet und ermöglichen im Zusammenwirken mit s e k u n d ä r e n lateralen Skleriten ihre rasche Beweglichkeit und Wendigkeit,die bei A.f.eine wichtige Voraussetzung für das Zustandekommen der Myrmecophilie ist.Strukturverschiedenheiten im Muskelfaserbau lassen sich nicht funktionell deuten.

In den Fettkörper von A.f.sind U r a t z e l l e n viel zahlreicher eingestreut als bei L.s.(PHILIPTSCHENKO 1907).Eine Beziehung zu den bei A.f.leistungsschwächeren Malpighischen Gefäßen ,etwa in Form einer Funktionskompensation,wäre denkbar.Phagocytäre Zellen und Organe von A.f.stehen an Zahl und Ausbildung hinter denen von L.s.zurück. Auch scheint das Rückengefäß nach dem anatomischen Befund funktionstüchtiger zu sein.Es wird eine Anpassung an das höhere Leistungsbedürfnis dieses Tieres im Zusammenhang mit seinem Nahrungserwerb und der Flucht bei Verfolgung darstellen.

Der Darm beider Objekte zeigt gemäß der abweichenden Ernährungsweise g r u n d s ä t z l i c h e V e r s c h i e d e n h e i t e n.Ein K a u m a g e n ist bei L.s.und anderen freilebenden Lepismatiden (Thermobia,Ctenolepisma -WYGODZINSKY 1941) vorhanden.Deshalb ist bei L.s.der Vorderdarm auch relativ länger.Bei A.f. f e h l t d e r K a u m a g e n im Zusammenhang mit der größtenteils mechanisch aufbereiteten Nahrung.Eine besonders funktionstüchtige Valvula cardiaca stellt bei A.f. im Zusammenwirken mit Pharyngealdilatatoren und Ringmuskeln eine S a u g e i n r i c h t u n g zur Aufnahme flüssiger Nahrung vom Labium der Ameisen dar.Der K r o p f t a i l l e kommt bei L.s. nahrungsregulatorische Bedeutung für Kaumagen u. Mitteldarm zu.Ihre Aufgabe übernimmt bei A.f. die kräftige Valvula cardiaca.Ein oesophagales Mesenterium,wahrscheinlich zur Fixierung des Oesophagus bei starker Kaumagenmotorik,ist nur bei L.s.vorhanden. Nur L.s.besitzt D i v e r t i k e l am Beginn des Mitteldarmes.Sie stehen zufolge der merokrinen Sekretion ihres Endothels unmittelbar im Dienste der Verdauung.Da es bei A.f. auch nicht zur Ausbildung einer Schlinge am Ende des Mitteldarmes wie bei L.s.gekommen ist,liegt die Deutung nahe,daß auf derartige Modalitäten zur Oberflächenvergrößerung des Endothels im Zusammenhang mit der Ernährung bei A.f. verzichtet werden kann.Die Sekretproduktion im Mitteldarmendothel erfolgt bei L.s. nach holo-, mero- und apokrinem Typ in zonaler Erstreckung.Dabei werden nach dem histologischen Befund mit großer Wahrscheinlichkeit z w e i v e r s c h i e d e n e S e k r e t e erzeugt (klarer Vakuoleninhalt bei apokriner,granulierter Inhalt der Zellkeulen bei merokriner Sekretion).Die bei L.s.nur vereinzelt beobachtete holokrine Sekretion überwiegt bei A.f.Merokrine Sekretion ließ sich nicht feststellen.Dieser Tatsache entspricht eine l ü k k e n l o s e Anordnung der Regenerationscrypten im Mitteldarmendothel von A.f.Beide Geschlechter besitzen ein kompliziertes a n a l e s D r ü s e n o r g a n, das mit dem Enddarm nur durch eine perforierte Intimalamelle in Verbindung steht.Bei A.f. f e h l t es.Ich bin der Ansicht,daß dieses Organ zur Defäkation insofern Beziehung hat,als es Schmiermittel erzeugt.Langgestreckte einwandige R e c t a l p a p i l l e n,die bei L.s.abanal vor den Drüsen liegen und mit ihnen in ihrer ausgeprägten Form sehr wahrscheinlich funktionell verknüpft sind, werden,wie vielfach als erwiesen gilt,der Wasserresorption dienen (PALM 1949).Sie sind bei A.f.kleiner und niedriger und damit wohl weniger leistungsfähig,was angesichts der Tatsache,daß in Ameisennestern für eine nahezu konstante Luftfeuchtigkeit gesorgt ist,nicht überrascht.

Nur bei A.f. sind außer den gemeinsamen Speicheldrüsen paarige Kopfdrüsen mit getrennten Ausführgängen im Maxillarbereich vorhanden. Nach den biologischen Beobachtungen scheint es mir wahrscheinlicher, daß sie im Dienste des Reinigungsinstinktes stehen, als daß sie für die Verdauung bedeutungsvoll wären. Während L.s. C o r p o r a c a r d i a c a besitzt, fehlen sie bei A.f. Eine Deutung dieses Befundes kann ich nicht geben. C o r p o r a a l l a t a f e h l e n b e i d e n T i e r e n. Ob sie im Zusammenhang mit Teilfunktionen bei der primitiven Metamorphose der Epimetabolen überflüssig, oder ins Gehirn verlagert, als eigenkörperliche Organe anatomisch nicht faßbar sind, kann nicht entschieden werden.

Eine mächtige Ausbildung der protocerebralen Gehirnpartie ist beiden Tieren gemeinsam. Allein ein großzügiger Vergleich, soweit er unter Berücksichtigung der relativen Gehirngröße beider Objekte und unter Abzug der Lobi optici bei L.s. möglich ist, zeigt, daß die protocerebrale Neuropilemsubstanz von L.s. volummäßig nicht an die von A.f. herranreicht. Dieser Feststellung entspricht als sichtbarer Maßstab für die Menge der Neurone die Anzahl der Globulizellkerne, die bei L.s. auf bestimmte Stellen der Gehirnoberfläche beschränkt, erkennbar hinter der von A.f. zurückbleibt.
A.f., die mit dermaßen hochstehenden Insekten, wie es Ameisen sind, in einer Synoekie lebt, werden zwangsläufig höhere psychische Leistungen abgefordert als L.s. unter ihresgleichen. Sie bestehen in komplizierten Orientierungsvorgängen und raschem Reaktionsvermögen bei der spezialisierten Form des Nahrungserwerbes und der Begegnung mit Ameisen. Wenn der bereits weitgehend erwiesene Zusammenhang zwischen Corpora pedunculata und psychisch assoziativen Fähigkeiten bei Insekten rechtmäßig bestünde, so dürfte er mit gleicher Berechtigung auf die von BÖTTGER (1910) den Corpora pedunculata als analog erkannten " Trauben " bei Lepismatiden erweitert werden. Unter dieser Voraussetzung und der weiteren, daß die relative Größe als Kriterium für psychische Leistungen gelten darf, können auf Grund einer mächtigeren Ausbildung der protocerebralen Trauben b e i A. f. h ö h e r e F ä h i g k e i t e n angenommen werden. Diese Befunde stehen im Einklang mit der Erwartung seitens der Lebensweise der Tiere.
Das fehlende Sehvermögen, das für A.f. in der Dunkelheit der Ameisennester keinen Nachteil darstellt, wird nach dem Grundsatz biologischer Notwendigkeit zumindest teilweise durch eine erhöhte Leistungsfähigkeit anderer Sinne ausgeglichen sein. Vielleicht begünstigt der Verlust der Augen sogar eine Spezialisierung anderer Gehirnteile. Der anatomische Befund stützt diese Vermutung. Die deutocerebralen Lobi olfaktorii der blinden A.f. sind massiger als die von L.s. Erwähnung verdienen die dicken Glomeruliballen im Antennalmark und die starken Nervi antennales. Ein kräftiger Tractus olfactorio-globularis von den Antennalglomeruli zu den Stielen und damit zu den protocerebralen Trauben ist ein Hinweis dafür, daß dem Protocerebrum neben assoziativen auch receptive Fähigkeiten innewohnen. Die Untersuchungsergebnisse an A.f. deuten gemäß den Erwartungen auf s p e z i a l i s i e r t e A n t e n n a l f u n k t i o n e n hin.
Über die Auswirkungen geringer gradueller Verschiedenheiten in der Ausbildung und im Lageverhältnis der Ganglienzellrinde, der Stielglomeruli, des Zentralkörpers und über das Fehlen eines unpaaren Frontalorganes bei A.f. läßt sich nach dem derzeitigen Stand hirnphysiologischer Erkenntnisse noch nichts aussagen.
In Anpassung an die Myrmecophilie, insbesondere an den myrmecokleptischen Nahrungserwerb, hat sich A.f., vielleicht begünstigt durch den Verlust des Sehvermögens, zu einem T a s t t i e r speziali-

siert,wie die Differenzierung der mächtigen deutocerebralen Antennalzentren verglichen mit denen von L.s. bestätigt.Dieser Tatsache ist für das Zustandekommen eines Zusammenlebens mit Ameisen eine entscheidende Bedeutung einzuräumen.Das Zusammenrücken der Bauchganglien 3 u.4 bei A.f.entspricht wahrscheinlich einer höheren Spezialisierung (GÖSSWALD 1953 b.Hymenopteren).

Der bei beiden Objekten in der Anlage streng kammförmige Typ der Ovarien nähert sich im Imaginalzustand bei A.f.einem scheinbar büschelförmigen Aufbau,der dadurch zustande kommt,daß die Ovidukte kürzer werden und die Mündungsstellen der Ovariolen nahe aneinanderrücken.Vielleicht darf man darin einen Hinweis auf eine progressive Veränderung gegenüber L.s.erblicken. Welche Bedeutung einem nur bei L.s.vom Receptaculum seminis dorsal abzweigenden Rohr außer einer Volumsvergrößerung noch zukommt,muß offen bleiben. Die Legeröhre von A.f.weist im Zusammenhang mit der Eibreite mehr als das doppelte Kaliber gegenüber der von L.s.auf (im normalen Zustand bei L.s. 130 µ,bei A.f. 300 µ als weitester ⌀).Außerdem besteht die Möglichkeit der Dilatation - bei A.f.stärker als bei L.s.Diese Unterschiede im Legeapparat bzw.in der Eigröße (vergl. SCHIMMER 1909,an freilebenden und myrmecophilen Grillen) dürften insofern in Beziehung zur Lebensweise stehen,als sich für die Myrmecophile eine gewisse Körpergröße und wahrscheinlich damit verbundene Selbständigkeit nach dem Schlüpfen für ihre Lebensbedürfnisse als notwendig erweist. Nur bei A.f.wurde eine S p e r m a t o p h o r e n b i l d u n g in den Samenleitern beobachtet.Sie stellt eine Spezialisierung zur Sicherung gegen Spermienverluste dar,die mit dem Gefahrenkomplex einer Ameisensynoekie zusammenhängen dürfte.Die Cystenlamellen werden nach dem histologischen Befund vom Endothel der Samenleiter gebildet.Für die Gleitwirkung der Spermatophoren bereits an den Bildungsstellen sorgen an ihrem abanalen Beginn in die Samenleiter mündende Anhangsdrüsen.

A.f. zählt zum Fluchttypus der Myrmecophilen.Eine strenge Bindung an Ameisen besteht nicht.Es handelt sich um einen Fall von Synoekie, bei dem A.f. Nutznießer der sozialen Fütterungsinstinkte der Ameisen ist (WASMANN 1906) und der seinen Grund im Anpassungskomplex von A.f. allein hat.Duldungsinstinkte von Seiten der Ameisen wie bei echten Symphilen scheiden hier mit der gleichen Sicherheit aus, wie man phylogenetisch in langer Vererbung entstandene Instinktmechanismen für die Synoekie mit Ameisen bei A.f.annehmen darf. Es überrascht nicht,daß bei A.f.morphologische Abweichungen vom Bau freilebender Lepismatiden fehlen.Dafür haben die vorliegenden Untersuchungen a n a t o m i s c h e und h i s t o l o g i s c h e B e s o n d e r h e i t e n erbracht, d i e m i t d e r L e b e n s w e i s e i n k a u s a l e m Z u s a m m e n h a n g s t e h e n u n d a l s U m g e s t a l t u n g e n bzw. A n p a s s u n g e n n a c h z w e i R i c h t u n g e n h i n g e w e r t e t w e r d e n m ü s s e n . P i g m e n t l o s i g k e i t der Körperbedeckung und B l i n d h e i t bei A.f. werden Verlustkonvergenzen zu Cavernicolen sein und als F o l g e d e r h y p o g ä e n L e b e n s w e i s e u n a b h ä n g i g v o n M y r m e c o p h i l i e entstanden sein.
Als A n p a s s u n g e n a n d i e A m e i s e n selbst,oder an die durch sie verursachten ö k o l o g i s c h e n G e g e b e n h e i t e n im Nest bestehen anatomische Abweichungen von

frei- bzw. untereinanderlebenden Lepismatiden. Dazu zählen Anpassungen des Verdauungsapparates an die spezielle Technik des Nahrungserwerbs und die stoffliche Eigenart der Nahrung, die verglichen mit L.s. neue Einrichtungen notwendig machte und andere überflüssig werden ließ.
Auch die sinnesfunktionellen und psychischen Anforderungen, die mit der Myrmecokleptie bei den wehrhaften und hochstehenden Ameisen an A.f. gestellt werden, haben entscheidende Veränderungen receptiver und sensibler Zentren im Sinne von Anpassungen bewirkt, ohne daß es zu mimetischen Einrichtungen gekommen wäre.
Die strenge Regulation abiotischer Faktoren (Feuchtigkeit, Wärme) im Schutze des Nestes hat bei A.f. zu anatomischen Regressionen gegenüber freilebenden L.s. geführt (analer Drüsenapparat fehlt, Rectalpapillen sind reduziert). Eine allen Lepismatiden eigene und bei A.f. besonders ausgeprägte Beweglichkeit und Wendigkeit, die ihr schnelles Entweichen ermöglichen, werden a priori für das Zusammenleben mit Ameisen entscheidend gewesen sein.
Ich bin der Ansicht, daß A.f. ursprünglich frei lebte. Ob primär eine Verschlechterung der Lebensbedingungen allgemein, bzw. mit der räumlichen Ausbreitung verbunden, oder eine Anlockung durch Nahrungsstoffe die Veranlassung zur Teilnahme am Sozialleben der Ameisen gegeben haben mag, läßt sich nicht nachweisen. Zweifellos werden aber beide Faktoren ursächlich entscheidende Bedeutung für das Zustandekommen der Myrmecophilie bei A.f., aber auch für den Anschluß an menschliche Behausungen bei L.s. gehabt haben. In der Phylogenese werden dann Anpassungskomplexe an die neue ökologische und biotische Umgebung entstanden sein, wie ich sie in der Arbeit aufgezeigt habe.

Verzeichnis der im Auszug angegebenen Literatur:

BÖTTGER, O., 1910. Das Gehirn eines niederen Insekts (Lep.sacch.L.). Jen. Z. f. Nat. 46.

GÜSSWALD, K., 1953. Histologische Untersuchungen an der arbeiterlosen Ameise Teleutomyrmex schneideri KUTTER (Hym., Formicidae). Mitt.schweiz.ent.Ges. 26.

PALM, N., 1949. The rectal papillae in insekts. Lunds. Univ. Arsskr.N.F. Ard. 2/45.

PHILIPTSCHENKO, J., 1907. Über die exkretorischen u.phagocytären Organe von Ctenolepisma. Z. w. Z. 88.

SCHIMMER, F., 1909. Monographie der Myrmecophila Latr. Z. w. Z. 93.

WASMANN, E., 1906. Die Gäste der Ameisen und der Termiten. Verh. d. Ges. Deutscher Naturf. u. Ärzte. 77.Vers. II.Teil.

WYGODZINSKY, P.W., 1941. Beiträge zur Kenntnis der Dipluren und Thysanuren. Denkschr.Schweiz.Naturf.Ges. Zürich 74.

Anschrift des Verfassers:

Lothar Pohl, Hohenschwangau b. Füssen, Schloßstr. 120